Über die

Schwimmblase der Fische.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Christian Jacobs

aus Bönnien,

prakt. Thierarzt und Direktor des städt. Schlachthofes zu Hildesheim.

Mit 1 Tafel.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1898.

Angenommen von der naturwissenschaftlichen Fakultät am 17. Juni 1898.

Die vorliegende Abhandlung, welche in dem zoologischen Institute der Universität Tübingen im Studienjahre 1897/98 angefertigt worden ist, wurde mir von Herrn Professor Dr. Eimer, welcher bereits vor längerer Zeit die von mir in Bezug auf die Athmung des Aales erzielten Ergebnisse vorausgesetzt hatte, zur Bearbeitung freundlichst überwiesen.

Es ist mir ein Bedürfnis, Herrn Professor Dr. Eimer für die Unterstützung und die Rathschläge, welche er mir in der liebenswürdigsten Weise stets hat zu Theil werden lassen, meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

Zu besonderem Danke fühle ich mich Herrn Professor Dr. v. Hüfner und Herrn Privatdocenten Dr. Hesse verpflichtet, welche mir in der entgegenkommendsten Weise mit Rath und That zur Seite gestanden. Ferner sage ich dem I. Assistenten der zoologischen Anstalt, Herrn Dr. C. Fickert, sowie der Assistentin Dr. Gräfin M. v. Linden für die mir freundlichst gewährte Unterstützung herzlichen Dank.

Die Schwimmblase der Fische ist schon seit dem XVI. Jahrhundert, seit Rondelet (32), ein Gegenstand häufiger Untersuchung gewesen. Daher sind die anatomischen Verhältnisse im Großen und Ganzen sichergestellt. Trotzdem aber herrschen über die Funktion der Schwimmblase noch viele Unklarheiten und Meinungsverschiedenheiten, die auch durch Meister der Forschung, wie Joh. Müller und Rathke, noch nicht aufgeklärt werden konnten.

Das mag vielleicht darin begründet sein, dass sich der Untersuchung in Folge Mangels geeigneter technischer Hilfsmittel besondere Schwierigkeiten in den Weg gestellt haben.

Wer sich nur einige Male mit Injektionen der Blutgefäße von Fischen, die für ein genaueres Studium der Schwimmblase unumgänglich nothwendig sind, beschäftigt hat, wird dies begreiflich finden.

Die Untersuchungen von Biot, Moreau und Hüfner haben gezeigt, dass die Luft der Schwimmblase unter Umständen mehr Sauerstoff enthält als die atmosphärische Luft. Eine so zusammengesetzte Luft kann natürlich nicht durch den Ductus pneumaticus aus der Atmosphäre aufgenommen werden, sie muss in die Blase hinein abgesondert sein; damit ist die Annahme von Redi (31), Perault (28) u. A., dass die Luft von außen aufgenommen werde, hinfällig geworden.

Durch die Versuche Moreau's (20), wonach ein Hecht, dem die Luft ausgepumpt ist, auf dem Boden des Gefäßes liegen bleibt und sich erst wieder an die Oberfläche des Wassers zu erheben vermag, wenn sich die Blase wiederum mit Luft gefüllt hat, wird bewiesen, dass die Schwimmblase mit der in ihr enthaltenen Luft ein statischer Apparat von hervorragender Bedeutung ist. Diese Rolle haben ihr schon frühere Forscher zugeschrieben, unter Anderen Fischer von Waldheim (15) und Pagenstecher (26), freilich ohne einen besonderen Beweis dafür ins Feld zu führen.

Auch eine Bedeutung für die Athmung der Fische wurde der Schwimmblase zugewiesen; schon Treviranus (34), Cuvier (9), Joh. Müller (23), Pagenstecher (26) u. A. haben darauf hingewiesen, ohne jedoch besondere Versuche zur Aufklärung dieser Funktion angestellt zu haben. Nur Pauly (25) hat eingehende Untersuchungen über die Schwimmblasenathmung angestellt, und zwar speciell beim Aal.

Da nun meine Untersuchungen in erster Linie den Zweck verfolgen, die Funktionen der Schwimmblase in Bezug auf die Athmung der Fische zu ergründen, so werde ich die anatomischen und histologischen Verhältnisse nur in so weit berücksichtigen, als sie für diese Arbeit in Frage kommen. Ich erwähne daher nur das Wichtigste, was durch meine Nachprüfungen mehrerer vorhergehender Arbeiten richtig gestellt und ergänzt wird.

Aal.

Die Schwimmblase des Aales, welche zunächst den Hauptgegenstand einer eingehenden Untersuchung in der vorhin erwähnten Richtung bilden soll, ist bereits von verschiedener Seite untersucht worden, wie von Fischer von Waldheim (15), De la Roche (10), Rathke (29), Treviranus (34) u. A.

In anatomischer und histologischer Beziehung finden wir genaue Mittheilungen bei Corning (8) und Coggi (7), in physiologischer bei Pauly (25). Ich werde im Folgenden bei der Besprechung der Aalschwimmblase auf diese Forscher Bezug nehmen und kann daher auf eine genaue Ausführung ihrer Ergebnisse hier verzichten.

Die oft wiederholte Angabe, dass der Aal des Nachts sich gern auf das Land begebe, welche verschiedentlich wieder bestritten wurde (z. B. von v. Siebold [33] p. 344), wurde im zoologischen Institut der Universität Tübingen bestätigt dadurch, dass die in Behältern gehaltenen Aale des Nachts aus denselben heraus entwischten und anderen Tages lebend im Zimmer auf dem ganz trockenen Fußboden gefunden wurden. Darauf gründete sich die Vermuthung, dass der Aal in der Schwimmblase ein Athemorgan fürs Land haben könnte. Um dieses näher festzustellen, habe ich die Athmung beim Aal in und außer Wasser beobachtet.

Da der Aal, wie bekannt, sich im Wasser weniger in den Höhen und Tiefen bewegt, wie die meisten anderen Fische, sondern seinen Aufenthaltsort auf dem Grunde der Gewässer nimmt, da er außerdem ein geringes Sauerstoffbedürfnis hat, so ist auch seine Athemthätigkeit geringer. Wie Paul Bert (2) beobachtete, hatten zwei Gründlinge, welche unter einer Glasglocke drei Stunden lang, bis zu ihrem Tode, gehalten wurden, 13—14 Theile Sauerstoff verbraucht, zwei Aale dagegen, von demselben Gewicht und mit noch größerer Oberfläche unter denselben Bedingungen, nur 6—8 Theile.

Betrachtet man einen ruhig im fließenden Wasser daliegenden Aal, so findet man, dass das Maul nur zeitweise regelmäßig zur Aufnahme von Wasser geöffnet wird. Zuweilen liegt der Aal 5 Minuten oder auch noch länger mit geschlossenem Maule ruhig da, plötzlich öffnet er dasselbe 20—22mal in der Minute unter gleichzeitigem Ausströmenlassen von Wasser durch die Kiemenspalten, er setzt darauf die Athmung öfter aus und liegt, wie vorher bemerkt, wieder mit geschlossenem Maule bewegungslos da. Nach geringer Bewegung wurde 24mal in der Minute regelmäßig geathmet. Diese erhöhte

Athemthätigkeit verringerte sich wieder, wenn der Aal sich in Ruhe befand.

Um das Verhalten des Aales außerhalb des Wassers festzustellen, wurde er in einem, mit feuchtem Moos belegten, der äußeren Luft zugänglichen Behälter bei einer Temperatur von ca. + 18° C. beobachtet.

Aus dem Wasser direkt in diesen Behälter verbracht, glitt der Aal, mit geschlossenem Maule, eine viertel Minute lang unruhig umher. Dann öffnete er letzteres in den ersten 7 Minuten in regelmäßigen Zwischenräumen 7—8 mal in der Minute, blähte jedes Mal die Kiemenhöhlen stark auf unter gleichzeitigem Abheben der Kiemendeckel; bei jedesmaligem Schließen des Maules entwichen aus den Kiemenspalten Luftblasen mit knackendem Geräusch.

Am Ende der ersten 10 Minuten seines Außerwasserseins blieb der Aal 3 Minuten lang mit vollständig geschlossenem Maule ruhig liegen und ließ während dieser Zeit in unregelmäßigen Zwischenräumen Luftblasen aus den Kiemenspalten entweichen. Die Aufnahme und Abgabe von Luft ging dann in den folgenden Stunden in unregelmäßigen Zwischenräumen in gleicher Weise vor sich, wie zu Anfang.

Am Ende der dritten Stunde beobachtete ich, dass während 50 Minuten nur ein einziges Mal Luft durch das Maul aufgenommen wurde. Nachdem der Aal 14 $^1/_2$ Stunden außer Wasser gewesen, nahm er in der gleichen Weise, wie vorher beschrieben, in verschiedenen Zwischenräumen Luft auf, ohne im geringsten Athemnoth zu zeigen. Ein anderer etwa 45 cm langer Aal, welcher im Sommer bei einer Temperatur von + 25° C. gleichfalls in einem feuchten Behälter außer Wasser gehalten, und welcher die gleichen Athmungserscheinungen zeigte, lebte 36 Stunden.

Eine nähere Untersuchung dieses Aales ergab, dass sowohl seine Schwimmblase, als auch der Ductus pneumaticus vollständig zusammengefallen waren. (Abweichend hiervon hat Pauly [25] bei todten Aalen den Luftgang ausgedehnt vorgefunden.) Mein Befund bestärkte die Annahme, dass die Schwimmblase nebst dem Luftgang die Athmung unterhalten haben könnte, um so mehr, nachdem bereits von Biot (3) der Nachweis von Sauerstoff in den Schwimmblasen anderer Fische erbracht worden war. Diese Vermuthung fand durch eine chemische Analyse der in der Schwimmblase des Aales enthaltenen Luft ihre volle Bestätigung.

Um den Gasinhalt der Schwimmblase eines unter normalen Ver-

hältnissen im Aquarium gehaltenen, etwa 45 cm langen Aales zu untersuchen, wurde die Schwimmblase, nach Öffnen der Bauchhöhle, unter Wasser mit einem Trokar angestochen, und die Gase aufgefangen. Der Blaseninhalt betrug 7 ccm.

Herr Prof. Dr. v. Hüfner hatte die Güte, die Luft zu analysiren und fand darin 44,74% Sauerstoff, 51,97% Stickstoff und 3,29% Kohlensäure. Der Luftinhalt der Schwimmblase des $14^1/_2$ Stunden außer Wasser gewesenen Aales, welcher gleichfalls einer chemischen Untersuchung unterworfen werden sollte, war dazu nicht ausreichend, da die Schwimmblase nach Öffnen der Bauchhöhle bis auf ein Geringes ihren Luftinhalt verloren hatte. Auch der Ductus pneumaticus wurde bis auf etwa ein Drittel seines gewöhnlichen Lumens zusammengezogen vorgefunden.

Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Schwimmblasenluft des Aales für die Athmung auf dem Lande verwendet wird. Das wird um so wahrscheinlicher, wenn wir einen Versuch berücksichtigen, den Moreau (20) mit Barschen, also mit Fischen ohne Luftgang anstellte.

Dieser Forscher fand nämlich in den Schwimmblasen dieser Fische, nachdem dieselben 24 Stunden in Wasser gewesen, welches in dieser Zeit nicht erneuert wurde, und in welchem sie gestorben waren, keine Spur von Sauerstoff, sondern 95% Stickstoff und 5% Kohlensäure.

Der Sauerstoffverbrauch aus der Schwimmblase für die Athmung bei nicht erneuertem Wasser muss bei diesen Fischen als ein außerordentlicher Vorgang angesehen werden, da sie unter normalen Verhältnissen nicht außerhalb des Wassers sich aufhalten; sie brauchen daher auch keine besonderen Einrichtungen zum Verbrauch des Sauerstoffs aus der Schwimmblase. Der Aal dagegen, welcher längere Zeit ohne Athemnoth außer Wasser leben kann, muss hierzu in seiner Schwimmblase, bezw. im Ductus pneumaticus, mit Vorrichtungen versehen sein, welche den Verbrauch der Schwimmblasenluft erleichtern. Ob solche Einrichtungen in denselben vorhanden sind, soll uns die folgende Untersuchung zeigen.

Zur Feststellung dieser Verhältnisse haben wir zu berücksichtigen:

1) Wo wird die Schwimmblasenluft abgesondert und

2) wo wird diese Luft verbraucht?

Da ich für die Beantwortung der zweiten Frage in meinen Untersuchungen begründete Anhaltspunkte in dem histologischen

Bau des Ductus pneumaticus gefunden habe, so werde ich zunächst diesen im Zusammenhang mit der Schwimmblase einer näheren Besprechung unterziehen.

Bekanntlich ist die Schwimmblase des Aales einfach und hat eine spindelförmige Gestalt; ihre innere Auskleidung besteht aus Cylinderepithel. Sie giebt etwa in der Mitte von ihrer linken Seite den Luftgang ab, welcher in die dorsale Wand des Schlundes mündet. Der Luftgang ist beim Aal im Vergleich zu dem anderer Fische von bedeutender Weite, er hat einen fast nur um ein Viertel geringeren Rauminhalt als die Schwimmblase. Zu beiden Seiten des Luftganges liegt zwischen der Fibrosa und der inneren Wand desselben je eine Blutdrüse, auch rother Körper genannt. Sie entsteht dadurch, dass ein Blutgefäßstamm sich plötzlich in eine Menge feiner Gefäße auflöst und nach kurzem Verlauf wieder zu einem Hauptstamm zusammentritt.

Die Beschreibung Pauly's (25) von der Lage der Blutdrüsen scheint die treffendste zu sein, denn man kann in natürlicher Lage der Schwimmblase eher einen oberen und unteren rothen Körper, als einen rechten und linken, wie allgemein angegeben wird, feststellen. Auch darin stimme ich mit Pauly (25) und Corning (8) überein, dass die Blutdrüsen beim Aal nur aus Gefäßen zusammengesetzt sind und keine zelligen Elemente enthalten. Was die Gefäßversorgung anbetrifft, so beziehe ich mich in Kürze auf die von Pauly (25) gemachten Mittheilungen.

Bekanntlich erhalten sowohl die Schwimmblase wie der Luftgang ihr Blut von der Arteria coeliaca. Die von der letzteren sich abzweigende Arterie versorgt zunächst den Luftgang, an dessen Außenseite sie verläuft. Sie schickt feine Zweige durch die Wand in das Innere desselben und bildet hier die noch zu besprechenden Kapillarnetze. Die Arteria ductus pneumatici theilt sich dann vor den beiden Blutdrüsen in zwei Hauptstämme, von denen je einer in eine Blutdrüse eintritt und sich in ein außerordentlich feines Gefäßbündel auflöst (Corning [8] Taf. II, Fig. 18). Am hinteren Ende der Blutdrüsen vereinigen sich diese Gefäßverzweigungen wieder zu zwei größeren Stämmen, um sich sofort wiederum in ein Gefäßnetz aufzulösen, welches die vordere und hintere Schwimmblasenhälfte versorgt. Diese arteriellen Gefäßverzweigungen, welche unmittelbar unter dem einschichtigen Cylinderepithel liegen, gehen durch ein Kapillarsystem, Wundernetze genannt (Fig. 4), in ein venöses über.

Letzteres tritt zu zwei großen Venen zusammen, von welchen je eine in das hintere Ende einer Blutdrüse eintritt, sich in gleicher Weise auflöst, wie die Arterien, und den entgegengesetzten Lauf wie die ihnen begegnenden arteriellen Gefäße nimmt. Am vorderen Ende der Blutdrüsen vereinigen sie sich wieder zu einer Hauptvene, welche in das Pfortadersystem einmündet.

Das Epithel der Schwimmblasenwand ist, wie PAULY (25) richtig angiebt, einschichtiges hohes Cylinderepithel. Nirgends habe ich drei bis vier bis fünf über einander liegende Zellen, welche einer bindegewebigen Unterlage entbehren, sogenannte Zellennester, gefunden, wie sie CORNING (8) in seiner Zeichnung (Fig. 19 *e* und *d*) darstellt. Derselbe behauptet, dass in den Falten der inneren Schwimmblasenwandung eine massige Entwicklung von Zellen stattgefunden habe. Man kann mit Leichtigkeit an gut gehärteten Präparaten (in Alkohol absolut. oder in FLEMMING'scher Lösung) erkennen, dass die in der Tiefe der Falten liegenden Zellen, je nach der Enge jener Falten, dicht neben einander stehen, und dass sie im natürlichen Zustande niemals auf einander geschichtet sind (Fig. 1). Da, wo man Schichtung zu sehen glaubt, hat eine künstliche Faltung der Blasenwand stattgefunden. CORNING (8) giebt jedoch zu, dass der Charakter derjenigen Zellen, welche zu mehreren über einander liegen, den in den Buchten zwischen den Falten gelegenen gleich ist. Es sollen nach ihm diese Zellen große Ähnlichkeit mit denen der zelligen Säume beim Barsch haben, wovon ich mich nicht habe überzeugen können. Dass die Zellen auf den Gefäßen niedriger sind, als die daneben stehenden, habe ich in Übereinstimmung mit PAULY (25) und CORNING (8) ebenfalls beobachtet (Fig. 1).

Es ist bis jetzt ein Unterschied zwischen dem Epithel des vorderen und des hinteren Abschnittes der Aalschwimmblase nicht erkannt worden. Ich habe gefunden, dass das einschichtige Cylinderepithel im vorderen Theile der Blase etwas niedriger ist als in der hinteren. Ferner ist die Faltung der inneren Wandung im vorderen Theile der Blase nicht so stark ausgeprägt, wie im hinteren Abschnitt. Das Epithel des vorderen Theiles der Blase hat die gleiche Höhe, wie dasjenige des Ductus pneumaticus an seiner Einmündung zwischen den beiden Blutdrüsen in die Schwimmblase.

Letztere besitzt eben so wie der Luftgang eine Ringmuskelschicht, jedoch keine Längsschicht, sondern es sind nur hier und da Kerne vorhanden.

Was die Verbindung des Luftganges mit dem Schlunde anbe-

langt, so habe ich gefunden, dass das vordere etwas zugespitzte Ende des Ductus mit einer kurzen Umbiegung rechtwinkelig in den Ösophagus einmündet; den von CORNING (8) erwähnten »feinen Kanal« habe ich nicht wahrgenommen. An der Einmündungsstelle in den Schlund ist der Luftgang mit einer sehr dicken Ringmuskulatur umgeben. In der derselben nach innen aufliegenden Bindegewebsschicht habe ich auf Injektionspräparaten starke Gefäße in großer Anzahl gefunden (vgl. Fig. 2). Nach außen von der Ringschicht befindet sich eine Längsmuskelschicht, welche bedeutend schwächer ist und sich zu ersterer etwa wie 1 : 4 verhält.

Die Einmündung in den Schlund ist, wie schon PAULY erwähnt, sehr eng. Es ist mir weder von der einen, noch von der anderen Seite gelungen mit einer feinen Sonde die Ein- und Ausmündung des Ductus zu ermitteln. Um mich von der Enge der Ductusmündung zu überzeugen, habe ich unmittelbar nach dem Tode eines Aales folgende Versuche angestellt. Es wurde eine mit Karminlösung gefüllte Spritze in das hintere Ende des Luftganges eingebunden, um Flüssigkeit in den Schlund zu pressen. Erst bei starkem Drucke zeigte sich ein stecknadelknopfgroßer Tropfen in den Schleimhautfalten des Schlundes. Luft hindurchzudrücken, wie es von PAULY (25) ausgeführt worden, ist mir nicht gelungen, denn es waren bei dem unter Wasser vorgenommenen Versuche auf der Schleimhaut des Schlundes Luftblasen nicht wahrzunehmen. Diese Thatsachen lassen schließen, dass die Enge der Einmündung des Ductus in den Schlund weder für die Aufnahme noch für die Entleerung von Luft geeignet erscheint.

Auf den Bau der Wandung des Luftganges geht CORNING (8) überhaupt nicht ein, sondern er schließt sich den Angaben PAULY's (25) ohne Weiteres an.

Nach PAULY ist das »Epithel des Ductus pneumaticus zart und hinfällig, vielleicht schon im Leben niemals ganz unlädirt; die Cylinderzellen sind kleiner als die der Schwimmblase«. Das Letztere stimmt jedoch nur für die bereits erwähnte Stelle, wo der Ductus pneumaticus zwischen den beiden Blutdrüsen in die Schwimmblase mündet, für den ganzen übrigen Theil des Ductus ist die Angabe PAULY's nicht zutreffend. Bei vorsichtiger Behandlung der sehr dünnen Wandung des Luftganges habe ich die Epithelschicht desselben fast überall unversehrt gefunden. Das Vorhandensein von Cylinderzellen habe ich mit Ausnahme des bereits erwähnten Theiles gänzlich vermisst. Meine Untersuchung hat ergeben, dass der Ductus

bis zu seiner Einmündung in den Schlund mit einer einfachen Lage von Plattenepithelien ausgekleidet ist. Unmittelbar unter dieser Epithelschicht liegt ein engverzweigtes Kapillargefäßnetz (Fig. 2).

Zur Veranschaulichung der Gefäßverzweigungen im Ductus pneumaticus habe ich Injektionspräparate mit Berlinerblau in kalter Lösung und solche mit Gelatinekarmin angefertigt. Die Injektionen wurden vom Bulbus arteriosus aus vorgenommen, nachdem der Aal vorher mit Äther betäubt und durch einen Schnitt ins Herz eine ziemliche Blutleere seiner Gefäße herbeigeführt worden war.

Ich habe auf diese Weise in einzelnen günstigen Fällen vollständige Injektion, sowohl des Luftganges als auch der Schwimmblase, erzielt. Die mit Boraxkarmin gefärbten Flächenpräparate lassen die Wundernetze der Schwimmblase auf das deutlichste erkennen (Fig. 4). Die Struktur der Wandung des Luftganges ist auf Querschnitten dargestellt (Fig. 2).

Die Injektionspräparate des letzteren zeigen uns, dass die Gefäßverzweigung in seiner Wandung mannigfaltiger und enger ist, als in der Schwimmblase selbst. Die von feineren Gefäßverzweigungen freien Räume längs der größten und mittelgroßen Gefäße im Ductus pneumaticus, welche Pauly beschreibt, habe ich an einem vollständig injicirten Präparate nicht wahrgenommen. Ich habe vielmehr gefunden, dass auch von den größten Gefäßstämmen (Fig. 3) beiderseits viele größere und kleinere Verzweigungen abgehen, welche wieder mit größeren Gefäßnetzen anastomosiren.

Es ist mir besonders aufgefallen, dass gerade die zwischen den größten und mittelgroßen Gefäßstämmen befindlichen Räume mit außerordentlich engverzweigten Gefäßnetzen ausgefüllt sind. Auffallend ist, dass die Anastomosenbildung im Luftgange viel engmaschiger ist als in der Schwimmblase. Besonders sind die längsverlaufenden Gefäße durch ziemlich dicht neben einander verlaufende kurze Queranastomosen verbunden (Fig. 3), eine Erscheinung, welche in der Schwimmblase nicht wahrzunehmen ist. In letzterer verzweigen sich die Gefäße durchweg in der Längsrichtung, garben- oder strahlenförmig, indem sie Wundernetze bilden (Fig. 4). Dieselben haben nach Joh. Müller (22) den Zweck, eine lokale Verlangsamung des Blutstromes zu bewirken.

Auch die feineren sich abzweigenden Stämme halten überall den Längsverlauf inne (Fig. 4). Die zu den beiden Hauptstämmen zusammenlaufenden venösen Gefäße, welche, wie schon erwähnt, von

hinten in die Blutdrüsen treten, zeigen den gleichen Verlauf wie die arteriellen.

Wie Pauly (25) bemerkt, ist es weder ihm noch den früheren Autoren je gelungen, »eine vollkommene Füllung der Blutgefäßnetze der Schwimmblase zu erzielen«.

Pauly (25) nimmt an, dass der Blutlauf in diesen Gefäßen ein außerordentlich langsamer und beinahe stagnirender sei, verursacht durch die starken Reibungswiderstände, welche das Blut in den Blutdrüsen erfahre. Ich kann dieser Ansicht nicht ganz beistimmen, denn, wie schon erwähnt, habe ich mit Karmingelatine eine vollständige Injektion des gesammten Gefäßgebietes der Schwimmblase erzielt. Es scheint demnach der Widerstand in den Blutdrüsen nicht von der ihnen von Pauly (25) beigemessenen Bedeutung zu sein, wenngleich zugegeben werden muss, dass durch die bedeutende Flächenvermehrung, welche die Blutdrüsen hervorrufen, eine Verlangsamung des Blutstromes herbeigeführt wird. Ferner muss man annehmen, dass auch das große Gebiet der Schwimmblasenkapillaren der Blutcirkulation einen gewissen Widerstand leistet.

Joh. Müller (22) hat daher wohl ganz recht, wenn er sagt, dass es gleichgültig sei, ob das Hindernis in der Blutbahn eines Organs vor oder hinter demselben angebracht ist.

Es ist Pauly's Verdienst, nachgewiesen zu haben, dass die Vene des Luftganges, welche auf der inneren Fläche verläuft, nicht zur Pfortader, sondern direkt zum Herzen geht. Dieser Befund ist von großer Bedeutung für die Athmung des Aales außerhalb des Wassers, worauf ich nachher noch näher eingehen werde.

Wie Pauly (25) erwähnt, sind die Gefäßverhältnisse des Luftganges beim Aal in ihrem venösen und kapillaren Theile geradezu darauf eingerichtet, den in der Schwimmblase vorräthigen Sauerstoff zu respiratorischen Zwecken auszunützen. Diese Annahme findet um so mehr dadurch ihre volle Bestätigung, dass ich festgestellt habe, dass die innere Auskleidung das Ductus pneumaticus nicht, wie Pauly sagt, aus Cylinderzellen, sondern aus einer dünnen Plattenepithelschicht besteht, unter welcher ein engverzweigtes Kapillarnetz liegt. Damit ist erwiesen, dass der Luftgang, welcher die gleichen Gefäßverhältnisse wie eine Lunge aufweist, die Funktionen eines Athmungsorgans übernehmen kann.

Wir haben uns jetzt noch mit der Frage zu beschäftigen, wo und wie die Absonderung der Schwimmblasengase stattfindet. Darüber gehen die Ansichten vielfach aus einander.

Dass eine Aufnahme von Luft vom Schlunde aus durch den Luftgang nicht stattfindet, ist von Rathke (29) bereits behauptet worden. Er hält es aus physikalischen Gründen für unmöglich, da die Blasenluft von der atmosphärischen sehr verschieden sei (Rathke 30). Der Beweis dieser Behauptung ist erst später von Moreau (20) und Hüfner (16) erbracht worden. Schon Needham (24) hat darauf hingewiesen, dass die Gasbildung in der Schwimmblase selbst, sowohl in geschlossener wie in nicht geschlossener, stattfindet. Treviranus (26) hält die rothen Körper für Absonderungsorgane der Luft in die Blase. Fischer (15) hält die Schwimmblase für ein Absonderungswerkzeug des Sauerstoffs aus der im Wasser enthaltenen atmosphärischen Luft, und Joh. Müller (23) sagt, dass die zelligen Wände der Schwimmblase Absonderungsorgane für die Luft sind.

Die von Biot (3), Moreau (20) und in den letzten Jahren von Hüfner (16) vorgenommenen Versuche haben den Beweis geliefert, dass thatsächlich eine Gasabsonderung in der Schwimmblase selbst stattfindet, sowohl bei Fischen mit als auch bei solchen ohne Luftgang.

Auch ist es den beiden letzteren Forschern gelungen, experimentell den Sauerstoffgehalt der Schwimmblase zu erhöhen, und zwar in dem Maße, dass er denjenigen der Atmosphäre bedeutend übersteigt.

Moreau (20) fand z. B. in der Schwimmblase eines Meeraales (Muraena Conger), wenn derselbe sofort getödtet wurde, 30% Sauerstoff; bei einem anderen Aale, welcher der Luftpumpe bis zu einem Quecksilberdruck von 20 cm ausgesetzt war, darauf wieder in ein Gefäß mit Meerwasser verbracht und nach zwei Tagen getödtet wurde, 62% Sauerstoff. Ein dritter Aal wurde einmal der Luftpumpe unter einem Drucke von 9 cm ausgesetzt, dann in Meerwasser gebracht, am folgenden Tage wurde er unter denselben Vorsichtsmaßregeln ein zweites Mal der Luftpumpe ausgesetzt, um die noch vorhandene alte Luft vollständig aus der Blase zu entfernen. Dann wurde der Aal ebenfalls in ein Gefäß mit Meerwasser verbracht und 24 Stunden später getödtet. Die Analyse der in der Schwimmblase vorhandenen Luft zeigte, dass der Sauerstoffgehalt auf 87% gestiegen war.

Durch Versuche, welche Hüfner (16) an Barschen, Kilchen, Hechten, Schuppfischen etc. ausgeführt hat, wurden ähnliche Ergebnisse erzielt.

Es wird also, wie aus diesen Versuchen hervorgeht, die große

Sauerstoffmenge in der Schwimmblase selbst erzeugt oder darin abgelagert. Hüfner (16) nimmt an, dass die direkt unter der Epithelschicht der inneren Haut verlaufenden Kapillaren die Quelle für die austretenden Gase sind. Der Gasaustritt geschieht nach seinem Dafürhalten auf dem Wege der Diffusion aus dem Oxyhämoglobin des Blutes durch die Zellen des Epithelkörpers, oder durch die Epithelzellen überhaupt. Ich schließe mich dieser Ansicht ebenfalls an, denn ich habe nirgends besondere Sekretionsorgane für die Gase vorgefunden.

Lumina zwischen den Zellen der Säume, wie sie Joh. Müller (22) in der Schwimmblase des Schwertfisches beobachtet zu haben glaubt, und welche nach Coggi (7) zwischen den Zellen der Blutdrüsen beim Hecht vorkommen sollen, habe ich in Übereinstimmung mit Corning (8) in den von mir untersuchten Schwimmblasen nicht gefunden.

Wie der von Hüfner (16) angenommene Diffusionsvorgang zu erklären ist, ist bisher nicht ergründet worden. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat man für die Gasausscheidung in der Schwimmblase das Vorhandensein eines Vacuums anzunehmen. Hüfner (16) betont die Nothwendigkeit des letzteren, doch konnte bei den histologischen Untersuchungen nichts gefunden werden, was auf das Zustandekommen eines Vacuums schließen lässt.

Da also beim Aal, wie wir gesehen haben, eine Luftaufnahme von außen durch den Luftgang ausgeschlossen ist, so haben wir die gesammte Innenwandung seiner Schwimmblase mit ihrem bedeutenden, unmittelbar unter dem Cylinderepithel sich verzweigenden Gefäßnetz als das gaserzeugende Organ zu betrachten. Weiter dürfen wir, da wir den Luftgang des Aales bereits als ein Organ kennen gelernt haben, welches seinem Baue nach die Funktionen einer Lunge auszuführen im Stande sein wird, ihn für den Gasaustausch bei der Athmung in Anspruch nehmen. Da außerdem nach Pauly's (25) Befunde die von der Arteria ductus pneumatici mit Sauerstoff versorgte Vena ductus pneumatici durch den rechten Ductus Cuvieri ihr Blut direkt zum Herzen führt, also eine Art Lungenkreislauf besteht, wie Pauly (25) hervorhebt, so wird die Athmung so lange unterhalten werden können, als im Luftgang genügend Sauerstoff vorhanden ist. Der Sauerstoff kann dem Ductus pneumaticus nur, wie sich aus dem Befunde des außer Wasser gewesenen Aales ergeben hat, aus der fast gänzlich zusammengezogenen Schwimmblase zugeführt worden sein.

Weiter findet der Schluss, dass die Athmung außer Wasser von der Schwimmblasenluft und nicht wesentlich etwa von einer Kiemen-

oder Hautathmung unterhalten wird, seine Bestätigung dadurch, dass der Aal stirbt, wenn die Schwimmblasenluft verbraucht ist. Es ist demnach die durch das Maul aufgenommene Luft, welche wahrscheinlich durch das den Kiemen anhaftende Wasser absorbirt und so der Athmung dienstbar gemacht wird, nur von geringerer Bedeutung.

Fassen wir die Ergebnisse der mit dem Aal angestellten Versuche und Untersuchungen zusammen, so kommen wir zu dem Schluss, dass der Luftgang dasjenige Organ ist, durch welches während des Außerwasserseins die Athmung so lange unterhalten wird, als ihm Sauerstoff zu Gebote steht.

Hecht.

Verschieden von den vorhin beschriebenen Verhältnissen beim Aal in Bezug auf die Gefäßverzweigung und den Bau der inneren Wandung der Schwimmblase, sind diejenigen bei Esox lucius.

Da bereits Corning (8) und Coggi (7) die Hechtschwimmblase genau untersucht haben, so werde ich nur die Abweichungen erwähnen, welche sich durch meine Untersuchung herausgestellt haben.

Bekanntlich ist auch diese Schwimmblase einfach und mündet mit weiter Öffnung durch einen verhältnismäßig kurzen Luftgang in den Schlund. (Bei einem 55 cm langen Hecht war die Schwimmblase 24 cm, der Luftgang 1 cm lang.)

Der vordere Abschnitt der Blase wird von der Coeliaca, der hintere von den Intercostalarterien versorgt.

Auch beim Hecht treten die Gefäße in Beziehung zu Zellen, allerdings nicht in der Weise, wie es beim Aal der Fall ist. Bei ersterem befinden sich im vorderen, kürzeren Theile der Blase die sogenannten »zelligen Säume«, mehrere Schichten von Zellen, zwischen denen sich die Gefäße bis unter das innerste, diese Säume überziehende Plattenepithel verzweigen.

Zwischen den zelligen Säumen und dem inneren Epithel liegt eine dünne Muskelschicht, durch welche die Gefäße aus den Säumen hindurchtreten (Corning [8] Taf. I, Fig. 10 und Taf. II, Fig. 13). Im hinteren größeren Abschnitt der Blase finden sich in großer Zahl Wundernetze, deren Verzweigungen ebenfalls mit einschichtigem Plattenepithel überzogen sind.

Die von Corning (8) wiedergegebene Zeichnung der Wundernetze (Taf. II, Fig. 11) entspricht nicht den thatsächlichen Verhältnissen. Es geht nicht daraus hervor, dass die von den sich verzweigenden

Wedeln abgehenden Gefäße das Blut wieder durch die venösen Röhren der Wedel zurückgehen lassen (Fig. 5). Die letzteren, bereits von Joh. Müller (22) festgestellten Verhältnisse kann ich durch an Injektionspräparaten mit Berlinerblau gewonnene Objekte nur bestätigen (Fig. 5). Zur Herstellung derselben habe ich die Injektionen von der Radix Aortae aus vorgenommen, weil vom Bulbus arteriosus aus, in Folge des dichten Zusammenlegens der Kiemenblättchen, stets Gefäßzerreißungen auftraten.

In Bezug auf die zelligen Säume, welche de la Roche (10) als »renflement de la membrane interne« bezeichnet, und welche nach Coggi (7) durch Verdickung des inneren Epithels entstanden sein sollen, bin ich zu einem anderen Ergebnis gelangt. Meine Befunde sprechen dafür, dass die zelligen Säume aus Bindegewebszellen hervorgegangen sind. Man kann auf Längsschnitten wahrnehmen, dass vereinzelte Zellen der genannten Säume auch noch in der zwischen den letzeren und der Fibrosa liegenden lockeren Bindegewebsschicht vorkommen. Außerdem sind sie nach innen überall durch die bereits erwähnte Muskellage vollständig von der inneren Epithelschicht getrennt.

Ich schließe mich daher der Ansicht Joh. Müller's (22), welche auch Corning (8) theilt, an, dass die innerste Plattenepithelschicht über den Blutdrüsen liegt.

Barsch.

Die Schwimmblase des Barsches zeigt, wie auch Corning (8) gefunden hat, den gleichen Bau wie diejenige des Hechtes. Da auch bei diesem Fisch schon von Corning genaue Untersuchungen vorgenommen worden sind, so werde ich hier gleichfalls nur diejenigen Punkte berühren, welche für unser Thema in Frage kommen.

Die Schwimmblase des Barsches hat bekanntlich keinen Luftgang. Sie erhält ihr Blut, wie die des Hechtes, im vorderen Abschnitt aus der Coeliaca, im hinteren aus den Intercostalarterien. Wir sehen auch hier die Gefäße, wie beim Hecht, in Beziehung zu der Innenwand der Blase treten. Im vorderen Theile finden sich Blutdrüsen und zellige Säume, im hinteren dorsalen Theile Wundernetze. Auch ich habe gefunden, dass dieselben sich unter einer einfachen Lage von Plattenepithel verzweigen.

Ferner bestätige ich den Befund Corning's (8), dass dorsal von den Wundernetzen im hinteren Drittel der Blase, welche Gegend von

Corning als das »Oval« (Taf. I, Fig. 7) bezeichnet wird, die Fibrosa fehlt.

Die in der Schwimmblase des Hechtes zwischen den zelligen Säumen und dem inneren Epithel vorgefundene dünne Muskelschicht ist beim Barsch nicht vorhanden. Bei letzterem zieht sich die innerste Plattenepithelschicht unmittelbar nach innen über den zelligen Säumen und über den Wundernetzen hinweg. Die zelligen Säume im vorderen ventralen Abschnitt der Blase bilden, wie Corning richtig angiebt, mehrere über einander liegende Schichten von Zellen, welche den gleichen Charakter besitzen, wie beim Hecht, nur dass sie beim Barsch größer sind.

In Übereinstimmung mit Corning (8) habe auch ich Öffnungen auf der inneren, die drüsigen Säume überkleidenden Schicht der Schwimmblase nicht angetroffen. Zellen mit zwei Kernen in den zelligen Säumen, wie sie Corning in Fig. 4 darstellt, scheinen ebenfalls nicht vorhanden zu sein, denn es ist mir bei Durchsuchung einer großen Anzahl von Längs- und Querschnitten nicht gelungen, solcher Zellen ansichtig zu werden.

Nach den Untersuchungen von Corning (8) bestehen bei Lota vulgaris und Acerina cernua die gleichen Verhältnisse wie beim Barsch. Da bei Esox und Perca in der vorderen Schwimmblase mehrere über einander liegende Zellschichten vorhanden sind, zwischen denen eine bedeutende Gefäßverzweigung stattfindet, wodurch eine Oberflächenvergrößerung hervorgerufen wird, so kann man mit aller Wahrscheinlichkeit darauf schließen, dass diese Fische dadurch in den Stand gesetzt sind, für statische Zwecke schnell Gas zu produciren.

Es steht diese Annahme einer höheren Produktionsfähigkeit beim Hecht und Barsch auch im Einklang mit ihrer Lebensweise, da sie sich bald in den Höhen, bald in den Tiefen der Gewässer bewegen.

Ähnlich wie beim Aal, ist auch bei den genannten Fischen ein hoher Sauerstoffgehalt der Schwimmblase nachgewiesen worden; er beträgt nach Moreau (20) beim Barsch 19–25 %, nach Hüfner (16) 14,6—16,5 %, der von Esox dagegen nach Vauquelin (35) nur 5 %, nach Erman schwankt er zwischen 0,3 % und 24,4 %.

Hüfner (16), welcher die Gase vom Hecht nach vorhergegangenem Auspumpen der Schwimmblase 5 bezw. 7 Tage später untersuchte, fand 6,46 %—19,50 % Sauerstoff. Er bemerkt hierzu, dass der hohe Sauerstoffgehalt des Blaseninhalts dazu dienen kann, zu beweisen, dass die Fische, auch wenn sie an die Oberfläche gekommen sein sollten, entweder gar keine oder nur geringe Gasmengen

aus der äußeren Luft geschluckt und in ihre Blase gepresst haben können. Denn es befindet sich, wie Hüfner (16) neben Biot (3) und Moreau (20) konstatirt hat, in der Schwimmblase eines Fisches nicht bloß ein höherer Procentgehalt an Sauerstoff, sondern es kann auch ein absolut höherer Partiardruck desselben als in der Atmosphäre vorhanden sein. Hüfner nimmt an, dass die Ausscheidung der Gase durch die in der Gefäßwand vorhandenen drüsigen Säume besorgt wird.

Was die physiologischen Funktionen anbelangt, so kann man nach den histologischen Ergebnissen die Schwimmblasen von Esox und Perca nicht in der Weise für die Athmung in Anspruch nehmen, wie den Ductus pneumaticus des Aales. Denn wir finden bei den beiden erstgenannten Fischen nur in Bezug auf die Ausscheidung von Gasen dieselben Verhältnisse wie beim Aal.

Dass die Schwimmblasen der letzteren Fische für die Athmung keine besonderen Einrichtungen besitzen, wird fernerhin durch den bereits bei der Besprechung der Athmung des Aales erwähnten Versuch Moreau's bestätigt.

Man muss wohl von der Annahme ausgehen, dass die Schwimmblase ursprünglich nur statischer Apparat war; dann wurde sie z. B. beim Aal auch respiratorisch thätig. Zur Füllung der Schwimmblase nahm der Fisch die von seinem Blute aufgenommene Luft, welche einen überwiegenden Sauerstoffgehalt hat. Die Folge davon war, dass sich in seiner Schwimmblase ein Sauerstoffüberschuss bildete. Diesen zu verbrauchen haben Fische, wie Hecht und Barsch, keine Veranlassung, wohl aber der Aal, wenn er zeitweise das Wasser verlässt — und er kann dies thun, eben weil die Anwesenheit von Kapillaren im Luftgang ihm den Verbrauch der Schwimmblasenluft zu Athemzwecken gestattet.

Schlammbeißer.

Wir wenden uns jetzt der Athmung eines Fisches zu, welche von der der übrigen ganz wesentlich abweicht. Es ist dies der Schlammbeißer (Cobitis fossilis).

Schwimmblase des Schlammbeißers.

Die Schwimmblase dieses Fisches, die sowohl in Bezug auf ihre Lage als auch bezüglich ihrer Kleinheit ganz besonders auffällt, kommt weder für statische noch für respiratorische Zwecke in Frage.

Das ist schon durch die Lebensweise des Schlammbeißers bedingt; da er ein Grundfisch ist, der sich meistens im Schlamm in

geringer Tiefe aufhält, so ist für ihn ein statischer Apparat, welchen bei den übrigen Fischen die Schwimmblase bildet, so gut wie überflüssig geworden.

In respiratorischer Beziehung wird die Schwimmblase des Cobitis durch den Darm ergänzt, worauf ich nachher noch näher eingehen werde.

Schon Treviranus (34) ist es aufgefallen, dass die Schwimmblase an einer außergewöhnlichen Stelle liegt, er sagt, dass sie »weder als Saugwerkzeug noch als Respirationsorgan nützen kann«. Sie ist von einer Kapsel eingeschlossen, die ich zunächst einer näheren Besprechung unterziehe. Dieselbe hat die Form zweier mit einander verwachsener Kugeln, welche bei einem von mir untersuchten 20 cm langen Schlammbeißer durch eine 4 mm weite Öffnung verbunden sind und so einen Hohlraum für die Schwimmblase bilden. An der Vereinigungsstelle beider Hälften tritt ein feiner scharfer Rand ringsherum in das Innere dieses Raumes.

Die Kapsel liegt 2 mm rückwärts von der Medianlinie zwischen den Ansatzstellen der beiden Brustflossen. Mit den Querfortsätzen der ersten Rückenwirbel ist sie, wie schon Leydig bemerkt, vollständig verwachsen, so dass sie sich ohne deren Zertrümmerung nicht ablösen lässt. Jederseits gehen von ihrer unteren, hinteren äußeren Seite Muskelstränge ab, die sich einerseits an knöcherne Hervorragungen der Kapsel anheften (Fig. 6 *a*), andererseits in die Muskulatur des Kiemenkorbes übergehen. Bei einem 22 cm langen Cobitis fossilis hatte die Kapsel einen Längendurchmesser von 6 mm und einen Querdurchmesser von 13 mm.

Außer den bereits von Erman an der Schwimmblasenkapsel bemerkten drei Öffnungen, zwei großen seitlichen (Fig. 6 *b*) und einer feinen nach hinten zu gelegenen (*c*), habe ich jederseits auf der oberen hinteren Seite noch je eine, kaum 1 mm weite Öffnung vorgefunden (*dd*). Ich will noch bemerken, dass die beiden seitlichen, etwa 1 mm Quer- und $2^1/_2$ mm Längsdurchmesser haltenden Öffnungen mit nach auswärts hervorragenden kurzen, scharfen Rändern versehen sind.

Die Schwimmblase, welche in diese Öffnungen frei hineinragt, ist von außen deutlich wahrzunehmen. Vorn und unten, in der Mitte der Knochenkapsel unter den Rückenwirbelkörpern befindet sich eine größere Öffnung, durch welche die Blutgefäße zur Schwimmblase treten. Außerdem führt von dieser Öffnung jederseits ein, nach hinten über der Kapsel ausmündender, seitlich und etwas tiefer als

der Wirbelkanal gelegener feiner Gang (Fig. 6 *ff*), welcher ebenfalls für den Durchtritt von Blutgefäßen bestimmt ist. Hinten und oben, in der Mitte der Kapsel, befindet sich zwischen den zuletzt erwähnten beiden feinen Gängen (*f*) eine, $1^1/_2$ mm im Durchmesser haltende, unmittelbar unter dem Wirbelkanal (*g*) gelegene, blind endende Vertiefung (*h*). Die letztere wird von dem unteren Rande des Wirbelkörpers und von zwei mit diesem verwachsenen Fortsätzen der Kapsel gebildet.

Was die Struktur der letzteren anbelangt, so ist dieselbe, wie schon Rathke (29) und Leydig (18) mittheilen, von knöcherner Beschaffenheit. Auch ich habe gefunden, dass sie aus einer knöchernen Grundsubstanz besteht und schließe mich der von Leydig (18) gegebenen Beschreibung an. Mit der Lupe betrachtet hat die Kapsel ein siebförmig durchstochenes Aussehen, welches ihr die Form eines zierlichen Knochengitters verleiht. Ferner habe ich auch die von Leydig (18) beschriebenen länglichen Lücken mit einem dazwischenliegenden Balkengewebe vorgefunden, welches das Aussehen verknöcherter Bindesubstanz hat.

Der inneren glatten Fläche der Kapsel liegt die Schwimmblase, durch lockeres Bindegewebe angeheftet, dicht an.

Die Schwimmblase, über deren Bau wir bei Leydig (18) einige Angaben finden, kleidet das Innere der knöchernen Kapsel vollständig aus und ist prall mit Luft gefüllt; sie lässt sich mit der Pincette aus der Kapsel leicht herausziehen. Der Gasinhalt ist entsprechend dem Raume der Blase ein so geringer (etwa 1 ccm), dass er für eine chemische Analyse nicht hinreichend ist. Die äußere Wandung, welche auf Querschnitten untersucht wurde, besteht aus einer verhältnismäßig dicken Schicht von lockigem Bindegewebe, dessen Fasern im normalen Zustande dicht zusammenliegen, und in welchen in großer Anzahl dünne Faserkerne liegen (Fig. 9 *F*). Die äußere ist mit der inneren Wand der Blase durch spärliche Bindegewebsfasern nur locker verbunden (Fig. 9 *B*). Die Innenwand besteht nicht, wie Leydig (18) angiebt, aus einer, sondern, wie ich finde, aus zwei rechtwinklig sich kreuzenden, über einander liegenden Schichten (Fig. 7). Diese Schichten sind nur locker mit einander verbunden. Beide lassen sich auf Flächenpräparaten leicht veranschaulichen und haben den gleichen Bau, sie setzen sich aus dünnen, straffen Bindegewebsfasern zusammen. Diese vereinigen sich ebenfalls in beiden Schichten zu dicht neben einander liegenden Strängen, welche in geringen Abständen neben einander verlaufen (Fig. 7). Die äußere

Längsschicht (*a*) ist ein wenig schmäler als die innere Ringschicht (*Irm*). In beiden Schichten finden sich lange, dünne Faserkerne (*F*), welche auf Querschnitten punktförmig erscheinen (Fig. 9 F^1).

Auf in Alkohol absolut. gehärteten und mit Boraxkarmin gefärbten Flächenpräparaten (Fig. 7) lassen sich beide Schichten mit den eingelagerten Faserkernen deutlich wahrnehmen, je nachdem der Tubus gehoben oder gesenkt wird. Ferner kann man außer den blassgefärbten großen Plattenepithelien (*Ep*) kleinere, stark roth gefärbte Blutkörperchen beobachten (*Bl*). Die innere Bindegewebsschicht (Fig. 9), in welcher sich die Gefäße (*Gf*) verzweigen, ist mit einer dünnen Lage von Plattenepithel ausgekleidet (Fig. 9 *Ep*).

Die Gefäßversorgung der Schwimmblase ist, wie Leydig (18) bemerkt, und wie ich durch mit Berlinerblau hergestellte Injektionspräparate (Fig. 8) bestätigen kann, nur eine spärliche, besonders im hinteren Abschnitt; im vorderen Theile habe ich nur ein weitläufig verzweigtes Gefäßnetz zu Gesicht bekommen können, welches sich nach hinten allmählich verliert. Auf Querschnitten injicirter und nicht injicirter Präparate der hinteren Blase waren die Gefäße nur in größeren Abständen von einander wahrzunehmen (Fig. 9 *Gf*).

Muskeln, welche schon Leydig (18) in der Schwimmblasenwand von Cobitis fossilis vergeblich gesucht hat, habe ich ebenfalls nicht gefunden.

Im Anschluss hieran will ich auf zwei von mir zwischen der vorderen oberen Innenwand der linken knöchernen Kapselhälfte und der Außenwand der Schwimmblase vorgefundene, durch ihr weißes Aussehen sich auszeichnende räthselhafte Gebilde aufmerksam machen, welche nur in einem Punkte der oberen Kapselwand mit äußerst feinen Fäserchen locker angeheftet waren.

Sie hatten eine etwas abgeplattete, rundliche Form, in der Größe eines flachen kleinen Stecknadelknöpfchens und waren durch die linke große Seitenöffnung (Fig. 6 *b*) deutlich wahrzunehmen. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass sie von einer homogenen Schicht umgeben und von dotterähnlicher Beschaffenheit waren.

Da ich diese Gebilde weder in der zweiten Kapselhälfte noch bei einem anderen Cobitis fossilis gefunden habe, so nehme ich an, dass sie pathologischer, vielleicht auch parasitärer Natur sind.

Über die Verbindung der Schwimmblase von Cobitis fossilis mit dem Schlunde hat bereits Rathke (29) Mittheilung gemacht; nach diesem Forscher ist ein Verbindungsgang nicht vorhanden. Jaquet (17) erwähnt, dass ein cylindrischer Strang das hintere Bläschen (?)

mit der Darmwand verbinde, und Carus (6) sagt, dass sich beim Schlammbeißer das untere Ende in den Darm öffne, das obere blind im Bindegewebe verlaufe.

Ich habe gefunden, dass in der Mitte der knöchernen Kapsel von vorn ein 4 mm langer und etwa 1 mm breiter Strang sich an der dorsalen Seite mit dem Schlunde verbindet und zwar etwa 1 mm oberhalb der sich scharf absetzenden Übergangsstelle des Ösophagus in den Magen. In den Schleimhautfalten des Schlundes ist makroskopisch die Einmündung jenes Stranges nicht wahrzunehmen, auch konnte ich mit feiner Sonde eine solche nicht auffinden. Da, wo der Strang sich an die Knochenkapsel anheftet, ist keine Spur von einer Öffnung zu beobachten; er endet, wie Carus (6) richtig bemerkt, blind im Bindegewebe.

Auf Längsschnitten, welche ich von diesem Strange, wie auch von der Verbindungsstelle desselben mit dem Schlunde, anfertigte, habe ich gefunden, dass er mit einem Längskanal, dem sich kleinere Querkanäle anschließen, offen in den Schlund mündet. Theils an den Wandungen, theils zerstreut in den Kanälen liegend, fand ich niedrige Cylinderzellen, welche jedoch für einen drüsigen Bau, wie Jaquet (17) angiebt, keine besonderen Anhaltspunkte bieten.

Eine Blutdrüse, welche Rathke (30) an der hinteren Seite der Blase vermuthet, ohne Blutgefäße wahrgenommen zu haben, konnte ich nicht feststellen.

Darm des Schlammbeißers.

Wir wenden uns jetzt zu der Beschreibung des Mitteldarmes von Cobitis fossilis.

Es ist allgemein bekannt, dass der Schlammbeißer an der Oberfläche des Wassers atmosphärische Luft einschluckt und in demselben Moment Gasblasen aus dem After entweichen lässt. Diese eigenthümliche Erscheinung, welche sich leicht durch Beobachtung bestätigen lässt, hat viele Forscher veranlasst, die Athmung dieses Fisches näher zu untersuchen.

Über die von dem Schlammbeißer durch den Darm ausgeathmete Luft finden wir Mittheilungen von Bischof (4), welcher einen Sauerstoffgehalt von 9,26—9,56 % in derselben feststellte. Ausführliche Untersuchungen in dieser Richtung wurden von Baumert (1) ausgeführt.

Erman (14) wies nach, dass die durch den Darm des Schlammbeißers gegangene Luft dieselben Veränderungen erlitten hatte, als

ob sie mit wirklichen Athmungswerkzeugen in Berührung gekommen sei. Nach Erman (14) spielt die Kiemenathmung bei diesem Fische nur eine sekundäre Rolle, denn es zeigte sich, dass der Schlammbeißer auch in sauerstoffreichem Wasser wiederholt Luft schluckte, obgleich für die Kiemenathmung, welche nur selten ausgeführt wurde, genügend Sauerstoff vorhanden war.

Ich habe beobachtet, dass die Cobitis sofort, nachdem das Wasser erneuert worden war, an die Oberfläche kamen und Luft schluckten. Sie legten sich darauf auf den Boden des Gefäßes und blieben liegen, ohne durch die Kiemen zu athmen.

Auch hat man niemals beobachtet, dass die Darmathmung gänzlich unterbrochen wird. Dass die Darmathmung bei Cobitis fossilis für die Athmung allein hinreichend ist, hat Erman (14) dadurch bewiesen, dass er einen Schlammbeißer in auf Zimmertemperatur abgekühltes, gekochtes Wasser, welches mit einer Ölschicht bedeckt war, setzte. Es zeigte sich, dass der Fisch, welcher mehrere Wochen in diesem Wasser gehalten wurde, den Kopf durch die Ölschicht steckte und Luft schluckte. Als er verhindert wurde, an die Oberfläche zu gelangen, war er nach einer Stunde todt.

Durch diesen und mehrere ähnliche Versuche hat Erman (14) bewiesen, dass die innere Darmfläche mit ihrem auffallenden Gefäßreichthum die Funktion einer Lunge versieht.

Ich habe mich davon überzeugt, dass zwei Schlammbeißer, welche einen ganzen Monat lang in ein und demselben Wasser gehalten wurden, ihren Sauerstoffbedarf dadurch deckten, dass sie den Kopf zuweilen an die Oberfläche des Wassers brachten und Luft schluckten; dies geschah in sehr großen Zwischenräumen. Es stellte sich später heraus, dass den Thieren der Aufenthalt in jenem Wasser keineswegs nachtheilig gewesen war.

Baumert (1) zeigte, dass der Schlammbeißer nur dann Gas durch den Darm entweichen lässt, wenn er atmosphärische Luft direkt durch den Mund aufgenommen hat. Diese Angaben kann ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen. Ferner wies Baumert (1) nach, dass das Volumen der producirten Kohlensäure, welches unter normalen Verhältnissen bei Schleien und Goldfischen 0,7—0,8 vom Volumen des absorbirten Sauerstoffs betrug, das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs übertrifft. Dieser Forscher fand weiter, dass die durch den Darm entleerte Luft anders zusammengesetzt ist, als die atmosphärische, ihr Sauerstoffgehalt ist bedeutend verringert.

Baumert (1) fand in 100 Volumen solcher Luft 10,46 Sauerstoff,

87,77 Stickstoff und 1,77 Kohlensäure. Bei einem anderen von der Oberfläche des Wassers abgesperrten Schlammbeißer enthielt die Darmluft nach 6 Stunden 8,12 Sauerstoff, 90,48 Stickstoff und 1,40 Kohlensäure.

Bau des Schlammbeißerdarmes.

Was nun den Bau des Cobitisdarmes anbelangt, so zeigt er von denen der übrigen Fische große Verschiedenheiten.

Dass im Magen des Schlammbeißers quergestreifte Muskulatur vorhanden, ist nach Leydig (18) zuerst von Budge festgestellt und später von René du Bois-Reymond (5) bestätigt worden.

Über den Bau des Mitteldarmes, welcher hier besonders zu berücksichtigen ist, gehen die Meinungen sehr aus einander.

Nach Leydig (18) und Edinger (12) geht dem Mitteldarm ein Epithel völlig ab. Ebert (11) spricht von dem Vorkommen freiliegender Gefäße, in deren Maschen Cylinderzellen, theils einzeln, theils in Gruppen von 2—5 zusammenliegen. Ebert (11) geht von der Annahme aus, dass die Gefäßschicht sich rasch entwickelt, und das Epithel dagegen in seiner weiteren Ausbildung gehemmt wird.

Lorent (19) fand an Querschnitten des Mitteldarmes von Cobitis fossilis »geschichtetes Cylinderepithel, dazwischen Becherzellen, ganz zu oberst eine Schicht endothelähnlicher platter Zellen«.

Meine Untersuchungen, welche ich an Querschnitten in Alkohol absolut. gehärteter Injektionspräparate und in Sublimat gehärteter nicht injicirter Präparate vorgenommen habe, ergaben, dass im Mitteldarm von Cobitis fossilis einschichtiges Epithel vorhanden ist, bei dem nur die Zellkerne in verschiedener Höhe liegen. Die Höhe des Epithels ist jedoch in verschiedenen Theilen des Darmes eine abweichende. Während wir etwa im ganzen vorderen Drittel des Mitteldarmes, der in diesem Abschnitte durch zahlreiche zottige Erhebungen ausgezeichnet ist, hohes Cylinderepithel vorfinden (Fig. 11), beobachten wir, wie in den nach hinten folgenden Theilen des Darmes das Epithel immer niedriger wird (Fig. 11 *a*). An manchen Stellen, besonders da, wo Falten vollkommen fehlen, sehen wir, dass das Epithel geradezu Platten bildet (Fig. 12). Diese Umbildung des ursprünglich cylindrischen Epithels mag wohl Lorent (19) zu der Annahme von dem Vorhandensein des Plattenepithels geführt haben.

Die verschiedenen Abschnitte des Mitteldarmes unterscheiden sich indessen nicht nur durch die Höhe des Epithels, sie zeigen auch

sonst histologische Verschiedenheiten, die ich in der Litteratur nicht erwähnt gefunden habe.

Ich habe schon angeführt, dass der vordere Theil des Mitteldarmes durch reiche Faltung ausgezeichnet ist; interessant ist ferner, dass dieser Theil des Darmes einen großen Reichthum an Becherzellen zeigt (Fig. 11), dagegen an Kapillaren im Verhältnis zu den folgenden Theilen ziemlich arm ist. Die langen Epithelzellen sind nach dem Lumen zu mit einem ziemlich breiten Basalsaume abgegrenzt. Die Becherzellen verlieren sich im nächsten Abschnitt des Darmes vollkommen. Die Falten des Darmes werden immer niedriger, an manchen Stellen ist die Darmwand vollständig ungefaltet.

Es ist nun zu beobachten, dass das Epithel auf den ungefalteten Stellen stets niedriger ist, als auf den gefalteten, dass gleichzeitig damit der Reichthum an Kapillaren zunimmt.

Bei schwacher Vergrößerung sehen wir in den beiden letzten Abschnitten des Mitteldarmes unter dem Epithel in der Mucosa, in kleinen Abständen von einander, Gruppen dunkel gefärbter Zellkerne liegen. Derartige Bilder finden sich nur an Stellen, wo Blutkapillaren innerhalb des Epithels liegen. Dort werden die Raumverhältnisse durch das Vorhandensein dieser Gefäße durchaus verändert und damit Umwandlungen in der Beschaffenheit des Epithels bedingt. Die Körper der Cylinderzellen können dem Druck der dazwischen liegenden Kapillaren nachgebend sich verschmälern und ausziehen; nicht so die Kerne; diese weichen aus, seltener gegen die Oberfläche des Epithels, häufiger nach der anderen Seite.

In jenem Falle liegen dann die Kerne dicht unter dem Basalsaume, mit ihrer längeren Achse diesem parallel, und das hat früheren Untersuchern Anlass gegeben, hier ein Plattenepithel anzunehmen. Werden jedoch die Kerne gegen die Mucosa gedrängt, so bilden sich an Stellen, wo viele Kapillaren im Epithel liegen, in der Basis des Epithels Haufen dort zusammengedrängter Kerne, die wohl Veranlassung gewesen sein mögen, dass man ein geschichtetes Epithel zu haben glaubte; es ist aber hier eben so wenig Grund eine Schichtung anzunehmen, als bei anderen Epithelien, wo die Kerne aus Raumrücksichten in verschiedenen Lagen über einander liegen, während die Zellkörper trotzdem alle von der Oberfläche bis zur Basis des Epithels reichen.

Wo jedoch keine Kapillaren im Epithel liegen, — und solche Stellen kommen dicht neben dem von Kapillaren durchsetzten vor — ist das Epithel genau so beschaffen wie im Mitteldarm anderer Fische

es ist hier ein deutlich einschichtiges Cylinderepithel. Das weist direkt darauf hin, dass die Anwesenheit von Kapillaren es ist, die das veränderte Aussehen des Epithels an jenen Stellen bedingt.

Nach diesen meinen Beobachtungen zu urtheilen, wäre somit außer dem Magen besonders der vordere Abschnitt des Mitteldarmes zur Resorption geeignet, während im mittleren und hinteren Abschnitt die Beschaffenheit des Epithels in erster Linie der respiratorischen Thätigkeit angepasst ist.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen also darauf schließen, dass der Darm des Schlammbeißers auch für die Athmung eingerichtet ist. Die Schwimmblase dagegen kann weder für letztere noch für statische Zwecke in Frage kommen; wir müssen dieselbe als ein in der Rückbildung begriffenes Organ ansehen.

Es findet hiermit die von Eimer (13) insbesondere durch Untersuchung am Skelet behandelte Thatsache, dass Rückbildungen eines Organs durch Fortschreiten in der Entwicklung eines anderen auftreten können, im vorliegenden Falle ihre volle Bestätigung. Denn es ist hier auf Kosten der Schwimmblase der Darmkanal durch fortschreitende physiologische Thätigkeit zu einem Athmungsorgan ausgebildet worden und zwar hat derselbe eine solche Vollkommenheit erlangt, dass er die Athmung allein zu unterhalten im Stande ist.

Karpfenartige Fische.

Zum Schlusse will ich noch kurz auf die abweichenden Verhältnisse bei den Cyprinoiden hinweisen, welche in Bezug auf die Gefäßversorgung der Schwimmblase wesentlich von den vorhin beschriebenen abweichen. Die Cyprinoiden haben bekanntlich eine doppelte Schwimmblase und einen Ductus pneumaticus, welcher von der ventralen hinteren Blase aus mit weiter Öffnung dorsal in den Ösophagus mündet.

Bei einem von mir untersuchten Cyprinoiden, Leuciscus Dobula, war die vordere Blase 4 cm, die hintere, etwas gekrümmte, etwa $5^1/_2$ cm lang (Fig. 10).

In Übereinstimmung mit Corning (8), welcher den Karpfen untersuchte, habe ich auf Querschnitten von mit Berlinerblau injicirten Präparaten von Leuciscus Dobula ebenfalls gefunden, dass in der inneren Wandung der Schwimmblase unter dem einschichtigen platten Zellenlager weder in der vorderen, noch in der hinteren Blase, Blutgefäße vorhanden sind. Diese verzweigen sich vielmehr nur auf der äußeren fibrösen Haut der ganzen hinteren Blase und

lösen sich in Wundernetze auf, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit denen beim Hecht haben. Dass die Zweige der Wundernetze, wie Corning (8) angiebt, auf kurze Strecken in die Fibrosa eindringen, habe ich an gut injicirten Präparaten nicht feststellen können. Besonders auffällig erschienen mir viele, an den äußersten Enden der feineren Gefäße mit Injektionsmasse (Berlinerblau) gefärbte, fast gleichmäßig aussehende Gebilde. Die mikroskopische Untersuchung derselben ergab, dass es Extravasate waren, welche sich durch Zerreißung von Kapillargefäßen gebildet hatten.

Im Übrigen stimmen meine Befunde mit denen von Corning (8) vollkommen überein.

Wenngleich nun bei den Cyprinoiden, welche in ihrer Schwimmblase ebenfalls einen hohen Sauerstoffgehalt aufweisen, welcher den der Atmosphäre übertreffen kann, die Gefäße nicht in direkte Beziehung zu der Innenwand der Blase treten, so müssen wir auch bei diesen Fischen annehmen, dass die Gase gleichfalls auf dem Wege der Diffusion durch die Fibrosa hindurch in das Innere der Schwimmblase gelangen.

Diese Verhältnisse, welche noch einer genaueren Klärung bedürfen, müssen weiterer Forschung vorbehalten bleiben.

Tübingen, im Juni 1898.

Verzeichnis der angeführten Werke.

1. M. Baumert, Chemische Untersuchungen über die Respiration des Schlammpeitzgers (Cobitis fossilis). Annalen der Chemie u. Physik. Bd. LXXXVII. Heidelberg 1853.
2. Paul Bert, Des Mécanismes Respiratoires. XV. Leçon. Leçons sur la Physiologie comparée de la Respiration professées au Muséum d'histoire naturelle. Paris 1870.
3. Biot (nach G. Hüfner [16]).
4. Bischof, Untersuchung der Luft, welche die Fischart Cobitis fossilis von sich giebt. Journal für Chemie und Physik von Dr. J. S. C. Schweigger. Bd. XXII. Nürnberg 1818.
5. René du Bois-Reymond, Gestreifte Magenmuskulatur bei Cobitis. Dissertation. Berlin 1889.
6. Carus, Nach einem Referat im: Zool. Anzeiger Bd. XVI.
7. Alex. Coggi, Über den epithelialen Theil der sogen. Blutdrüsen in der Schwimmblase des Hechtes (Esox lucius). Morphol. Jahrbuch. Bd. XV. Leipzig 1889.

8. K. H. Corning, »Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier.« Morphol. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.
9. Cuvier, Citat nach: Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée par Milne Edwards. Bd. II. Paris.
10. de la Roche, Observations sur la vessie aérienne des poissons. Annales du Muséum d'Histoire naturelle. T. XIV. Paris 1809.
11. C. J. Ebert, Über das Darmepithel des Cobitis fossilis. Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschr. Würzburg 1862.
12. Edinger, in: Fr. Decker, Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschrift für Albert v. Kölliker. Leipzig 1887.
13. Th. Eimer, »Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg.« 1895.
14. Erman, Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische und über die Mitwirkung des Darmkanals zum Respirationsgeschäfte bei der Fischart Cobitis fossilis (Schlammpeitzger), der Berliner Akademie mitgetheilt, in: Annalen der Physik von Gilbert. Jahrg. XXX. Halle 1808.
15. Fischer von Waldheim, »Versuch über die Schwimmblase der Fische«. Leipzig 1795.
16. G. Hüfner, Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasengase. Archiv f. Anat. u. Physiolog. Physiolog. Abth. von du Bois-Reymond. Jahrg. 1892.
17. M. Jaquet, Recherches sur la vessie natatoire des Loches d'Europe. in: Revue Suisse de Zool. T. II.
18. Fr. Leydig, Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). in: Müller's Archiv. 1853.
19. H. Lorent, Über den Mitteldarm von Cobitis fossilis. Archiv für mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
20. François-Armand Moreau, Recherches physiologiques sur la vessie natatoire. Mémoires de Physiologie. Paris 1877.
21. Joh. Müller, »Allgemeine Bemerkungen über Wundernetze«. Abhandl. d. königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1839.
22. Derselbe, »Über Wundernetze«. Archiv für Physiologie. 1840.
23. Derselbe, »Über Lungen und Schwimmblasen«. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1841.
24. Needham, Citat nach: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée par Milne Edwards. Bd. II. Paris.
25. A. Pauly, Beitrag zur Anatomie der Schwimmblase des Aales (Anguilla fluviatilis Fl.). Habilitationsschrift. München 1882.
26. Pagenstecher, Allgemeine Zoologie. I—III.
27. Josef Paneth, Über das Epithel des Mitteldarmes von Cobitis fossilis. Centralblatt für Physiol. 1888. p. 631.
28. Perault, Citat nach: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée par Milne Edwards. Bd. II. Paris.
29. Rathke, »Bemerkungen über die Schwimmblase einiger Fische«. Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. Heft 1—4. Danzig 1820—1827.
30. Derselbe, »Über die Schwimmblase«. Müller's Archiv für Physiologie. 1838.
31. Redi, Citat nach: Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée par Milne Edwards. Bd. II. Paris.

32. Rondelet, »Beobachtungen über die Schwimmblase«. Abhandl. der königl. Akademie der Wissensch. zu Berlin. 1843.
33. v. Siebold, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
34. Treviranus, »Über die Verrichtung der Schwimmblase bei den Fischen«. Vermischte Schriften. Bd. II. Bremen 1817.
35. Vauquelin (nach G. Hüfner [16]).

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

Am, Ausmündung.
B, Bindegewebe;
Bechz, Becherzelle;
Bl, Blutkörperchen;
Cap, Kapillare;
Ep, Epithel;
F, Fibrosa;
Fk, *Fk'*, *Fk''*, Faserkerne;
Gf, Gefäße;
Irm, innere Ringschicht;
Lm, äußere Längsschicht;
Zk, Zellkern;

Tafel IX.

Fig. 1. Epithelschicht der Schwimmblase des Aales. Querschnitt. Härtung in Alkohol absolut. Färbung in Hämalaun. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 2. Epithelschicht des Ductus pneumaticus vom Aal. Härtung in Alkohol absolut. Boraxkarmin. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 3. Kapillarsystem des Ductus pneumaticus vom Aal. Injektionspräparat (Berlinerblau). Härtung in angesäuertem Alkohol absolut. Boraxkarmin. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 4. Wundernetze der Schwimmblase des Aales. Flächeninjektionspräparat (Karmin-Gelatine). Alkohol absolut. Hämalaun. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 5. Wundernetze der Schwimmblase des Hechtes. Flächeninjektionspräparat (Berlinerblau), Boraxkarmin. Seibert, Oc. I, Obj. 00.

Fig. 6. Schwimmblasenkapsel von Cobitis fossilis. Doppelte Größe; hintere Ansicht.

Fig. 7. Flächenansicht der Schwimmblase von Cobitis fossilis. (Innere Wandung oben.) Alkohol absolut. Boraxkarmin. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 8. Flächeninjektionspräparat der Schwimmblase von Cobitis fossilis. Berlinerblau. Boraxkarmin. *v*, vorn; *h*, hinten.

Fig. 9. Querschnitt durch die Wand der Schwimmblase von Cobitis fossilis. Alkohol absolut. Boraxkarmin. *a*, bedeutet äußere Schicht der inneren Wand. Seibert, Oc. I, Obj. V.

Fig. 10. Schwimmblase von Leuciscus Dobula, in natürlicher Größe. Linke Seitenansicht. Berlinerblau. *Oe*, Ösophagus; *D*, Ductus pneumaticus; *E*, Einmündung des Ductus in den Schlund; *V*, vordere Blase; *H*, hintere Blase; *A*, Abgangsstelle des Ductus.

Fig. 11. Querschnitt durch das vordere Drittel des Mitteldarmes von Cobitis fossilis. Härtung in Sublimat. Boraxkarmin. Zeiss, Immersion Oc. 2.

Fig. 12. Querschnitt durch das hintere Drittel des Mitteldarmes vom Schlammbeißer. Härtung in Sublimat. Hämalaun. Zeiss, Immersion Oc. 2.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.

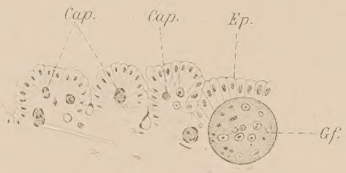


Fig. 2.

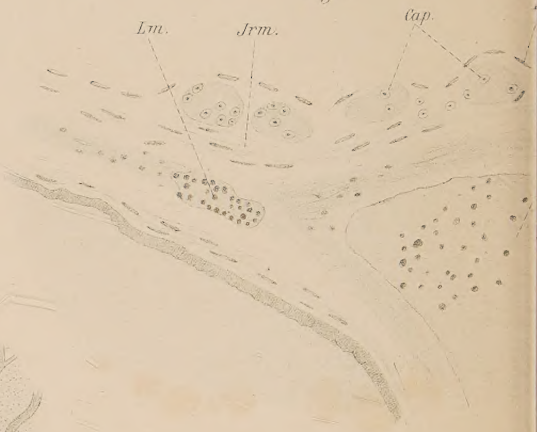


Fig. 3.

Fig. 6.

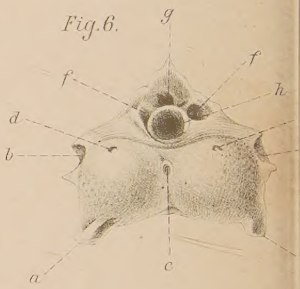


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 7.

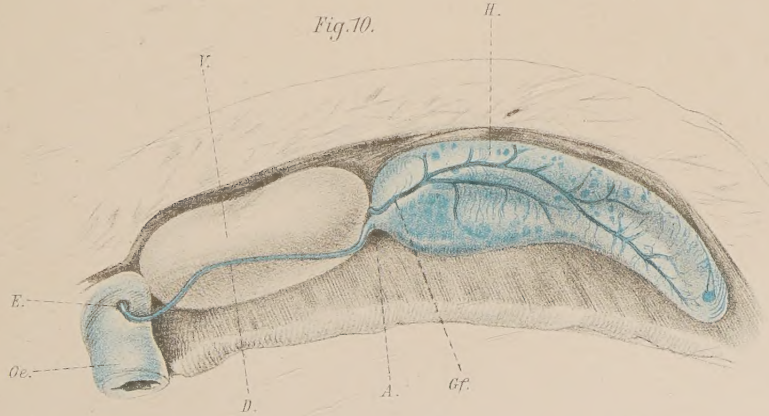
Fig. 9.

Fig. 12.

Fig. 8.

Fig. 11.

Fig. 10.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

hmann in Leipzig.